Crow. The growing Neostriatum forces the Archistratum from a lateral into a ventral position and produces a lateral, rostral and caudal covering of the Paläostriatum by the Neostriatum.

LITERATUR

DURWARD, A. 1934. *Some observations on the development of the Corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the Common Sparrow.* J. Anat. 68, 492-497.

HAEFELFINGER, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln.* Helbing und Lichtenhahn (Basel), 1-99.

KÄLLÉN, B. 1953. *On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain.* Acta Anat. 17, 72-84.

KAPPERS, A. 1923. *The ontogenetic development of the Corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man.* Proc. Acad. Soc. Amsterdam 26, 135-158.

KUHLENBECK, H. 1938. *The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick.* J. Comp. Neur. 69, 273-303.

Weitere Literatur-Angaben finden sich in den zitierten Arbeiten.

N° 18. **Felix Hodler,** Gümligen. — Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von *Rana temporaria* L. (Mit 3 Textabbildungen.)

EINLEITUNG

Unter dem Crowd-Effekt versteht man die Erscheinung, dass Tiere — bei unserem Beispiel Kaulquappen —, die in grosser Anzahl auf engem Raum gehalten werden, langsamer wachsen als solche, die pro Individuum viel Platz, resp. viel Wasser, zur Verfügung haben.

Diese Wachstumshemmung im Gedränge (crowd) kann folgende Ursachen haben:

1. Crowd-Tiere bekommen weniger Nahrung.
2. Crowd-Tiere haben weniger Sauerstoff zur Verfügung.
3. Crowd-Tiere haben zuviel Kohlensäure im Wasser.
4. Crowd-Tiere haben ins Wasser einen andern hemmenden Stoff ausgeschieden (Stoffwechselprodukt, Hemmungshormon ?).
5. Crowd-Tiere haben zu wenig Platz, zu wenig Bewegung.
6. Crowd-Tiere haben im Gegenteil zu wenig Ruhe, zu viel Störung.

Im vorliegenden wurde vor allem versucht, über Punkt 4 Klarheit zu erlangen, d. h. einen hypothetischen Hemmstoff festzustellen. Der Gedanke war der, unter sonst gleichen Bedingungen hier viele, da wenige Larven zu halten. Wenn diese vielen Tiere einen Hemmstoff ins Wasser abgeben, müssten auch wenige Tiere, in dieses Wasser gebracht, gehemmt werden, im Vergleich mit einer gleich grossen Kontrollgruppe in frischem Wasser.

Versuchsanordnung

Versuchsgruppen.

Es wurden drei Gruppen von Kaulquappen gehalten:

C = „Crowd-Tiere“ = 140 Larven in frischem Wasser;
G = „Gebrauchtwasser-Tiere“ = 14 Larven in Wasser, in dem vorher die 140 Larven gewesen waren.
F = „Frischwasser-Tiere“ = Kontrolle von 14 Larven in frischem Wasser.

Der Versuch wurde in zwei gleichen Parallelreihen durchgeführt (Bezeichnung C_1, G_1, F_1, resp. C_2, G_2, F_2).

Wassermenge.

Als Gefässe dienten Vollglasaquarien 30 × 20 × 20 cm. Sie wurden mit je 7 Litern Wasser gefüllt, sodass auf ein Crowd-Tier durchschnittlich 50 ccm, auf ein anderes 500 ccm Wasser entfielen.

Temperatur.

Da die Temperatur auf das Wachstum der Kaulquappen grossen Einfluss hat, musste diesem Faktor die gebührende Aufmerksamkeit

geschenkt werden. Es war dafür zu sorgen, dass immer alle Aquarien gleiche Wassertemperatur hatten. Um dies zu erreichen, wurden alle Gläser nebeneinander in einem Raum (Badezimmer) aufgestellt, wo sie nicht von der Sonne beschienen werden konnten, und wo auch kein Heizkörper in unmittelbarer Nähe war. Das frische Wasser für die Erneuerung wurde jeweils 2—4 Tage vorher in die Badewanne herausgelassen, damit es Raumtemperatur annehmen konnte. Falls es beim Einfüllen einmal 2—3° kühler war als in den andern Becken, wurde es mit einem kleinen Aquarienheizthermostaten auf die gleiche Temperatur gebracht. So konnte die Differenz zwischen den einzelnen Aquarien innerhalb von 1° C gehalten werden. Der Verlauf der Temperatur während des ganzen Versuches bewegte sich zwischen 15° und 17° C.

Wasserwechsel.

Alle zwei Tage wurde das Wasser wie folgt gewechselt:

1. Die C-Larven werden ins Reserveglas in frisches Wasser gesetzt.
2. Das gebrauchte Wasser im C-Glas wird durch ein Papierfilter (Melitta Kaffeefilter Nr. 102) gereinigt.
3. Die G-Larven kommen in das filtrierte Wasser.

4./5. Das Wasser im G-Glas wird durch frisches ersetzt.

6. Die F-Larven kommen in dieses frische Wasser.

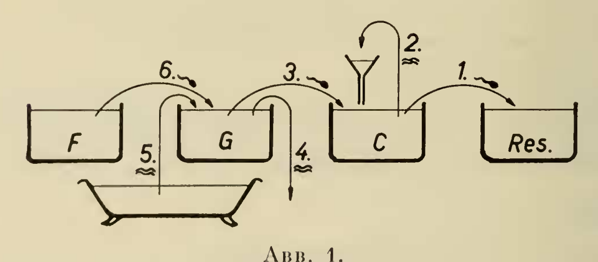


Abb. 1.
Schema des Wasserwechsels.

Futter.

Als Standardfutter wurde das von der *Xenopus*zucht her bekannte Brennesselpulver (*Semen urticae*, AG vorm. B. Siegfried, Zofingen) verwendet, gebunden mit Agar Agar.

Die Zubereitung war die folgende:

1. 10 g Brennesselpulver und 1 g Agar Agar-Pulver werden gemischt und mit Wasser (ad 100 g) angerührt.
2. Der Brei wird unter ständigem Rühren während ca. 2 Min. gekocht.
3. Der Brei wird in eine flache zylindrische Form (⌀ 115 mm, Höhe 7 mm) gegossen und erkalten gelassen.
4. Der erkaltete Pudding wird gestürzt und mit einem Blechröhrchen in runde Tabletten gestochen (⌀ 14 mm, Dicke 7 mm).

Der Futterpudding bleibt im Kühlschrank mehrere Tage frisch. Das Gewicht einer Tablette beträgt im Mittel 1,31 g (mittlere Abweichung ca. ± 1%, maximale Abweichungen ± 3%, d. h. von 1,27 bis 1,34 g). Die Tabletten können also als praktisch gleich schwer betrachtet werden und erlauben eine quantitative Erfassung des Futterverbrauches. Sie quellen im Wasser auf ca. 1,5 g auf, zerfallen aber nicht.

Fütterung:

Diese Futtertabletten wurden proportional der Anzahl der Kaulquappen ins Wasser gegeben. In die C-Populationen kamen also zehnmal mehr, nach dem 2. April, da hier etwas mehr Tiere gestorben waren, noch neunmal mehr Tabletten als in die G- und F-Populationen. Im Prinzip wurde die Futtermenge so reichlich gewählt, dass immer in allen Aquarien ein Überschuss lag.

Nach 10 Tagen wurden jeweils die übrig gebliebenen Futterreste herausgesiebt und gewogen. Das Gewicht der Reste dividiert durch 1,5 g (Gewicht einer gequollenen Tablette) kann als Zahl für nicht gefressene Tabletten gelten.

Messung.

Nach je 10 Tagen wurden sämtliche Kaulquappen zu je drei bis vieren in eine flache Schale mit wenig Wasser herausgefangen und mit einem Messzirkel ihre Länge von Kopf bis Schwanz gemessen.

Versuchsablauf und Ergebnisse

Der Laich wurde am 11. März 1957 aus einem Weiher an der Aare bei Muri b. B. geholt. Alle Eier stammten aus demselben Laich-

klumpen. Sie befanden sich im Gastrulastadium und entwickelten sich, in ein Aquarium gebracht, bei 17—18° C normal. Am Abend des 14. März waren die meisten geschlüpft. Am Nachmittag des 20. März, wo die meisten Kaulquappen nur noch eine oder keine äussern Kiemen mehr hatten, wurde die Verteilung vorgenommen: Die Tierchen wurden wahllos einzeln herausgefischt, gemessen und in die vorbereiteten Aquarien verteilt. Um eine gleichmässige Besetzung zu gewährleisten, wurden die Larven in folgender Reihenfolge verteilt: Die ersten 10 in C_1, dann eine in G_1, eine in F_1, dann 10 in C_2, eine in G_2, eine in F_2, hierauf wieder von vorne beginnend 10 in C_1 ... usw., bis die 336 Versuchstiere herausgelesen waren.

TABELLE 1.

Bestand der Versuchspopulationen.

Datum	C_1	G_1	F_1	C_2	G_2	F_2
März 20.	140	14	14	140	14	14
23.	131	14	14	134	13	13
25.	130	14	14	130	12	13
27.	129	14	14	130	12	13
29.	129	14	14	129	12	13
31.	129	14	14	129	12	13
April 2.	127	14	14	129	12	13
4.	127	14	14	128	12	13
6.	127	14	14	128	12	13
8.	126	14	14	128	12	13
10.	125	12	14	128	12	13
12.	125	12	14	128	12	13
14.	125	12	14	128	12	13
16.	125	12	14	127	12	13
18.	124	12	14	127	12	13
20.	123	12	14	127	11	13
22.	123	12	14	126	11	13
24.	122	12	14	125	11	13
26.	122	12	14	124	11	13
28.	121	12	14	124	11	13
29.	121	12	14	122	11	13
Total	2651	272	294	2681	249	274
: 21 = . . .	(126,3)	(12,9)	(14,0)	(127,8)	(11,8)	(13,0)
mittlere Besetzung	126	13	14	128	12	13

Der Bestand der Populationen entwickelte sich von nun an, wie aus der Tabelle 1 zu ersehen ist. Die Abgänge hielten sich in normalem Rahmen und betrafen vor allem Tiere, die früh im

Wachstum zurückgeblieben und nach und nach eingegangen waren. Auffallend ist die Sterblichkeit in den ersten zwei Tagen. Der Übergang von äussern zu innern Kiemen stellt wohl ein kritisches Stadium dar. Es wäre im Interesse besserer Vergleichszahlen deshalb günstiger gewesen, wenn die Verteilung erst zwei Tage später vorgenommen worden wäre.

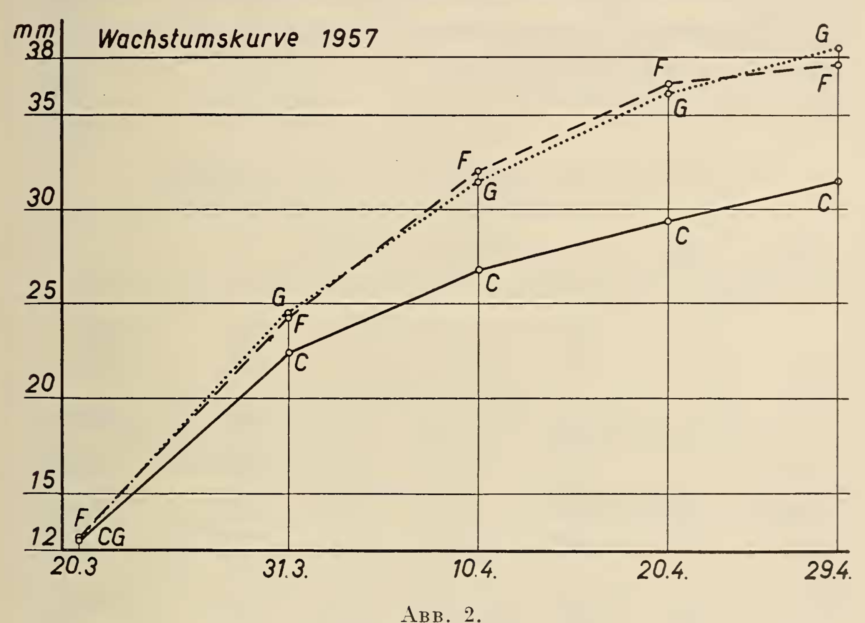


ABB. 2.
Wachstumskurven.

Das Wachstum.

Die periodischen Messungen wurden statistisch nach T-test ausgewertet [1]. Zuerst wurden die Parallelgruppen miteinander verglichen, um zu sehen, ob sich Unterschiede zwischen den beiden Parallelserien zeigten, was auf irgendwelche unbekannte Störfaktoren schliessen liesse und den Wert der Ergebnisse beeinträchtigen müsste.

Es zeigte sich, dass die Unterschiede durchgehend sehr klein und nirgends gesichert waren (P-Werte in je einem Fall 5,2%, 17% und

[1] Herrn Prof. Dr. S. ROSIN, Bern, möchte ich hier für wertvolle Ratschläge und freundliche Hilfe bei der statistischen Auswertung herzlich danken.

100%, in allen andern Fällen zwischen 30 und 92%). Infolgedessen konnten für die weitern Vergleiche die Parallelserien zusammengefasst werden. Abb. 2 zeigt den Wachstumsverlauf der verschiedenen Populationen bei dieser Zusammenfassung. Wie auch aus Tabelle 2 hervorgeht, bestehen zu Anfang (Verteilung am 20.3.) keine Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen. Sofort bleiben jedoch die Crowd-Tiere gegenüber den andern im Wachstum zurück mit stark gesicherten Unterschieden ($P \ll 0{,}02\%$). Die Kurven von G und F sind praktisch gleichlaufend.

Tabelle 2.

Wachstumsvergleich (Parallelserien zusammengefasst).

Messg. Datum	Population	Mittelw. x in mm	Gruppenvergleich	Anzahl $N_1 + N_2$	t	P
1.	C	12,52	C—G	308	0,144	88%
	G	12,50	G—F	56	1,36	18%
20.3.	F	12,72	F—C	308	1,43	15%
2.	C	22,45	C—G	282	5,25	$<$ 0,02%
	G	24,50	G—F	53	0,115	91 %
31.3.	F	24,44	F—C	283	5,04	$<$ 0,02%
3.	C	26,08	C—G	272	6,25	$<$ 0,02%
	G	31,46	G—F	51	0,555	59 %
10.4.	F	32,00	F—C	275	7,3	$<$ 0,02%
4.	C	29,30	C—G	269	5,15	$<$ 0,02%
	G	36,13	G—F	50	0,48	64 %
20.4.	F	36,73	F—C	273	7,3	$<$ 0,02%
5.	C	31,54	C—G	265	4,95	$<$ 0,02%
	G	38,60	G—F	50	0,955	35 %
29.4.	F	37,71	F—C	269	4,7	$<$ 0,02%

Futteraufnahme.

Das Standardfutter wurde schon vom ersten Tag an lebhaft beknabbert. Wie oben angeführt, wurde die Futtermenge so bemessen, dass, wenn immer möglich, überschüssiges Futter in allen Aquarien lag. Für die G- und F-Populationen, wo die Ration jeweils nur 1 Tablette betrug, wurde diese in 2—4 Stücke zerschnitten auf dem Aquarienboden verteilt, um den Larven das Auffinden zu erleichtern. Es zeigte sich, dass sich bald in den

C-Aquarien mehr Futterreste anhäuften. Trotzdem wurde immer gleichzeitig wie in die andern Aquarien auch hier die entsprechende Futtermenge gegeben.

Ganz erstaunlich war nun der verschiedene Futterverbrauch in den einzelnen Populationen. Er ergab sich aus der Summe der gegebenen Tabletten pro Messperiode, abzüglich der herausgesiebten Reste, umgerechnet in Tabletten (s. Tabelle 3). Der gesamte Verbrauch aller 4 Messperioden, geteilt durch die mittlere Besetzung (laut Tabelle 1) ergab den durchschnittlichen Futterverbrauch pro Tier. Er ist aus Tabelle 3 ersichtlich und beläuft sich, übereinstimmend in den Parallelserien,

bei C-Tieren auf ca. 1,5 Tabletten,
bei G-Tieren auf ca. 0,6 Tabletten,
bei F-Tieren auf ca. 2,0 Tabletten.

In der Diskussion wird auf diesen Unterschied noch eingegangen.

Tabelle 3.

Futteraufnahme

(Gefressene Futtermenge, ausgedrückt in Anzahl Tabletten.)

	Messperioden				Total: Anzahl Tiere = Verbrauch pro Tier
	1.	2.	3.	4.	
C_1 . . .	35,5	39,5	65,5	52,5	193 : 126 = 1,53
G_1 . . .	2	0,5	3,5	2,5	8,5 : 13 = 0,65
F_1 . . .	4,25	7,5	8,5	7	27,25 : 14 = 1,95
C_2 . . .	38	36,5	62,5	50,5	187,5 : 128 = 1,46
G_2 . . .	1,75	1,5	2,5	1,5	7,25 : 12 = 0,60
F_2 . . .	3,75	7	9,5	7,5	27,75 : 13 = 2,13

Diskussion

Was ist zu den in der Einleitung erwähnten möglichen Ursachen des Crowd-Effekts zu sagen ?

1. *Crowd-Tiere bekommen weniger Nahrung.*

Sicher ist dies in der freien Natur der häufigste Grund für ein verlangsamtes Wachstum. Im Experiment ist dieser Punkt ausschaltbar, und dennoch tritt ein Crowd-Effekt ein.

Es könnte zwar der Einwand erhoben werden, dass die ausschliessliche Ernährung mit Brennesselpulver zu einseitig sei und kein normales Wachstum ergebe. Um dies zu prüfen, wurden nach Abbruch des Hauptversuchs die 60 kleinsten noch verbliebenen Larven zu einem Futterversuch herausgelesen. Sie wurden möglichst gleichmässig in zwei Gruppen zu 30 Tieren verteilt. Die eine Gruppe wurde weiterhin mit dem gleichen Standardfutter gefüttert, während der zweiten Gruppe Material aus dem Tümpel geboten wurde, aus dem der Laich stammte, nämlich „Algenwatte", Teichschlamm, halbgefaulte Blätter etc. Auch hier erhielten beide Gruppen Futter im Überschuss. Die Abbildung 3 zeigt deutlich, dass das Standardfutter einer Ernährung aus naturgegebenen Stoffen sicher ebenbürtig, wenn nicht sogar überlegen ist.

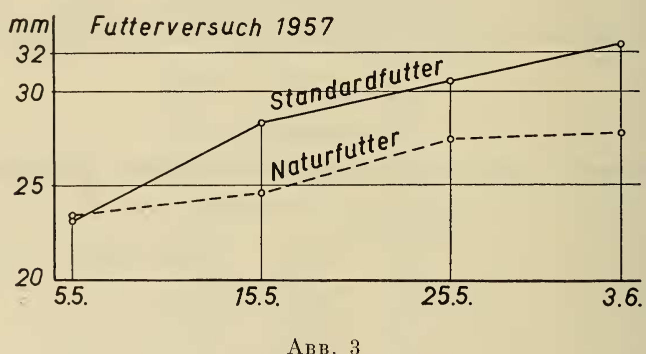


Abb. 3
Futterversuch.

Eine andere Frage ist die, warum von dem reichlich dargebotenen Futter die G-Tiere viel weniger aufnehmen und trotzdem kräftig wachsen. Die Frage, ob die Tiere aus dem gebrauchten Wasser flüssige Nahrungsstoffe aufzunehmen imstande sind (parenterale Ernährung), ist von Pütter 1907 aufgeworfen und von ihm wie von Krizenecky, Bock u. a. geprüft, aber nicht eindeutig abgeklärt worden. Bock hat 1925 nachgewiesen, dass Kaulquappen von *Rana temp.* imstande sind, selbst Bakterien aus dem Wasser zu filtern. Dies könnte also hier den geringen Nahrungsbedarf der G-Tiere im gebrauchten, bakterienreichen Wasser erklären, nicht aber z. B. die Wachstumshemmung der Crowd-Tiere gegenüber der Frischwasser-Population.

2. *Crowd-Tiere haben weniger Sauerstoff zur Verfügung.*

3. *Crowd-Tiere haben zuviel Kohlensäure im Wasser.*

Diese zwei Punkte wurden nicht geprüft. Dass sie in der gewählten Versuchsanordnung die ausschlaggebende Ursache für den Crowd-Effekt bildeten, scheint mir nicht wahrscheinlich, da ja die Crowd-Tiere alle zwei Tage in frisches Wasser gesetzt wurden und eher die Tiere im gebrauchten Wasser hätten gehemmt werden sollen.

4. *Crowd-Tiere haben ins Wasser einen andern hemmenden Stoff ausgeschieden (Stoffwechselprodukt, Hemmungshormon).*

Die vorliegende Untersuchung widerlegt diese Hypothese klar, da in diesem gebrauchten Wasser die G-Tiere ebenfalls gehemmt werden müssten gegenüber den F-Tieren, was absolut nicht der Fall ist.

5. *Crowd-Tiere haben zu wenig Bewegung.*

6. *Crowd-Tiere haben zu wenig Ruhe.*

Einige erste Beobachtungen scheinen eher Punkt 6 zu bestätigen, dass Tiere im „crowd" in ihrer Ruheperiode häufiger gestört werden, also weniger zum Schlafen kommen, doch sollte dieses Problem noch genauer untersucht werden.

LITERATUR

Die oben zitierten Literaturangaben sind zu finden in:

BUDDENBROCK, W. v.: *Grundriss der vergleichenden Physiologie.* Berlin 1928.